

Modélisation stochastique de la croissance et de l'architecture du cotonnier

I. Tiges principales et branches fructifères primaires

Ph. de Reffye(1), M. Cognée(2), M. Jaeger(3) et B. Traoré(4).

(1) Laboratoire de Modélisation, CIRAD, B.P. 5035, 34032 MONTPELLIER CEDEX, FRANCE.

(2) Physiologiste IRCT/CIRAD, B.P. 5035, 34032 MONTPELLIER CEDEX, FRANCE.

(3) Informaticien, Université Louis Pasteur, B.P. 1032/F, 67070 STRASBOURG CEDEX, FRANCE.

(4) Agronome, Station SRCFI, NTARLA, MALI.

Résumé

Nous présentons un modèle de la croissance et de l'architecture du cotonnier basé sur une conception stochastique.

Le développement des méristèmes y est considéré comme régi par une succession de "tests d'accroissement" assortis chacun d'une certaine probabilité de réussite pour la formation d'un entre-nœud. La construction d'une tige ou d'une branche est ici décrite par une loi de probabilité de type binomial.

Les probabilités de croissance trouvées pour l'axe principal

sont de l'ordre de 0.8 (résultat obtenu par trois méthodes différentes) et celles des branches fructifères primaires sont voisines de 0.9. Toutefois, le rythme de développement est 4 fois plus élevé pour les tiges que pour les branches fructifères, du moins pour la variété cultivée et pour les conditions de Montpellier.

Lorsque les paramètres des lois de croissance ont été définis, un logiciel nous permet de construire graphiquement des cotonniers par une succession de tirages au sort, et cela avec toute la variabilité de structure qu'on peut observer dans la nature.

MOTS CLES : cotonnier, probabilités, modélisation, croissance, architecture.

Introduction

Le but de cette étude est de préciser notre connaissance de l'architecture du cotonnier par une méthode nouvelle faisant appel au calcul des probabilités.

Ici nous appelons architecture du cotonnier l'arrangement et la structure des branches monopodiales (végétatives) et sympodiales (fructifères) qui composent la plante. La connaissance de cette caractéristique va nous permettre de déterminer la position et le nombre des sites fructifères potentiels sur un cotonnier.

L'architecture n'est que le premier maillon de l'élaboration du rendement, compte tenu de l'intervention des phénomènes d'abscission, mais elle est néanmoins intéressante à considérer, en particulier en ce qui concerne la part génétique de cette élaboration. Un des objectifs de son étude sera justement de permettre de définir des critères précis de sélection pour le rendement.

Parmi les tentatives de modélisation de la structure du cotonnier, on peut signaler celle de FRANQUIN (1970, 1972) qui utilise un modèle déterministe entièrement théorique. Il y montre que le nombre cumulé de nœuds produits par les rameaux est donné par une fonction quadratique du nombre de ces rameaux. En fait, dans son dernier article (1985), il est amené à constater qu'il n'en est pas ainsi dans la réalité avec des densités de semis élevées, par suite de l'arrêt précoce de la croissance des rameaux en

situation basse sur le plant. La production de sites fructifères devient alors linéaire plus ou moins tôt.

D'autre part il faut noter que, même en absence de toute inhibition du fonctionnement des bourgeons, la relation indiquée plus haut n'est valable que si un entre-nœud de rameau fructifère équivaut à deux entre-nœuds de l'axe principal : ceci, bien que très général, n'est pas toujours vérifié, comme nous le verrons.

Dans notre étude, nous avons utilisé une approche radicalement différente de ce que avait été réalisé jusqu'ici sur le cotonnier.

Au lieu de postuler comme FRANQUIN l'existence *a priori* de relations de structure rigide, nous tenons compte au contraire de la réalité du développement morphologique de la plante, avec toutes les imperfections et les «ratés» qui peuvent se manifester dans les conditions naturelles. Pour cela, nous avons adapté au cas du cotonnier la conception que l'un d'entre nous (de REFFYE, 1981 a et b, 1982) a développée en prenant le caféier comme sujet d'étude : il s'agit d'une conception stochastique (probabiliste) de la description et de la modélisation des divers processus qui vont entraîner la construction de l'architecture de la plante : croissance de la tige et des rameaux, inhibition plus ou moins durable du développement des bourgeons, ou éventuellement leur mortalité, ramification au niveau des nœuds déjà formés.

Matériel et méthodes

Les cotonniers sur lesquels ont porté notre étude ont été cultivés en France, à Montpellier. Le semis a été réalisé le 3 mai 1985, avec la variété bulgare très précoce Pavlikeni 73. Les graines ont été semées en poquets avec un écartement relativement grand sur la ligne (0,40 m) et les lignes étaient elles-mêmes distantes de 0,90 m. Cette faible densité de semis a été utilisée pour éviter tout effet de compétition entre pieds. Après le démariage, on a laissé un seul pied par poquet.

Après l'arrêt de la croissance (courant septembre), on

a compté le nombre de tous les entre-nœuds sur la tige principale, sur les branches monopodiales et sympodiales, et sur toutes leurs ramifications, y compris les axillaires.

L'étude que nous présentons ici fait appel de manière constante au calcul des probabilités. Dans le texte principal nous appliquons un certain nombre de formules découlant de l'utilisation de cet outil mathématique. Les lecteurs les plus intéressés par la théorie pourront trouver dans les annexes les démonstrations de ces formules.

Le modèle mathématique

De REFFYE (1979) a modélisé la croissance du caféier Robusta par des processus aléatoires. Le modèle mathématique reposait sur les constatations suivantes : un axe végétatif est formé par une succession d'entre-nœuds résultant du fonctionnement du méristème terminal. Si l'on prend des axes identiques (provenant de clones) et de même âge, et que l'on note au cours du temps l'augmentation du nombre d'entre-nœuds de ces axes, on constate que ce nombre est variable. Ainsi, la population obtenue possède une distribution caractéristique du nombre d'entre-nœuds par axe. Cette distribution évolue au cours du temps. La variation observée résulte du fait que les méristèmes des différents axes n'ont pas une croissance continue et synchrone.

Il y a en effet des décalages dans les élongations des entre-nœuds qui résultent de pauses, plus ou moins longues, propres aux conditions locales subies par un méristème donné. On peut alors considérer que le méristème est soumis régulièrement à une succession de « tests d'accroissements » et que, lors de chacun d'entre eux, l'événement « élongation » se produira ou ne se produira pas, et cela avec une certaine probabilité. Ainsi, le fonctionnement du méristème est assimilable à une succession de tirages au sort affectés chacun d'une certaine probabilité de donner un résultat positif. On pourra donc utiliser les règles du calcul des probabilités pour modéliser ce fonctionnement.

Il en résulte une nouvelle notion, celle de « dimension » du rameau formé par un méristème : c'est le nombre de tests d'accroissements subis par le méristème. La taille réelle d'un rameau, comptée en nombre d'entre-nœuds, ne peut donc être qu'égale ou inférieure à sa dimension. Elle lui est égale seulement si tous les tests d'accroissement ont donné un résultat positif.

La croissance d'une population d'axes végétatifs identiques peut alors être décrite par un processus aléatoire simple. A chaque test d'accroissement « i » on fait correspondre une probabilité « b_i » d'élongation de l'entre-nœud formé. Il est intéressant de constater que cette conception n'est pas nécessairement liée au temps. Ainsi si les conditions locales sont plus ou moins bonnes (climat, nutrition), le test d'accroissement pourra correspondre à une durée plus ou moins longue. S'il existe un temps minimum pour la formation et l'élongation d'un entre-nœud, par contre le temps maximum n'est pas défini.

A chaque étape de croissance de la population on peut associer une moyenne et une variance de la distribution instantanée du nombre d'entre-nœuds qui lui correspond. On peut parfaitement décrire le processus si on connaît la liaison moyenne-variance.

Un cas particulier intéressant est celui où $b_i = b =$ constante. A tout moment, la distribution du nombre d'entre-nœuds observés sur les tiges est une loi binomiale de paramètres N, b , puisque ce nombre est obtenu par une succession de tirages aléatoires indépendants et de probabilité constante et égale à b . Si N est le nombre de tests et b la probabilité d'élongation, la moyenne \bar{X} vaut :

$$\bar{X} = Nb \quad (1)$$

et la variance V :

$$V = (1 - b) \bar{X} = Nb(1 - b) \quad (1')$$

La liaison moyenne-variance est alors représentée par une droite. Nous verrons que cette situation est précisément celle qui se produit chez le cotonnier.

Calcul pour la cime d'un arbre

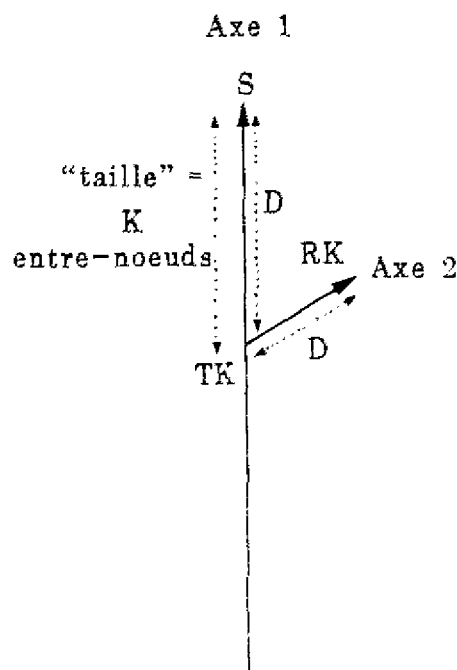
Le calcul du nombre de tests et des probabilités d'élongation nécessiterait normalement un suivi de la croissance de la population. On peut arriver au même résultat en tirant parti de l'architecture des cimes, en observant celles-ci du sommet vers la base, en commençant à partir du point où les entre-nœuds deviennent visibles.

Supposons que nous disposions de T cimes résultant du même processus de croissance, et constituées de ramifications d'ordre 1 et 2. Supposons en outre que la probabilité d'élongation des axes d'ordre 1 est constante et vaut P , et que celle des axes d'ordre 2 est constante et vaut b . Ce qui revient à dire que les rameaux de la cime sont identiques, au décalage de formation près. Mais si les probabilités sont les mêmes, les rythmes de création des entre-nœuds peuvent être différents. Ainsi, pendant que l'axe 1 a subi N tests d'accroissement entre le sommet et l'entre-nœud qui porte l'axe 2, ce dernier pourra subir $W \times N$ tests, si W est le paramètre qui définit ce que nous appellerons le « rapport de rythme ». W peut être inférieur, égal ou supérieur à 1.

Finalement nos T cimes pourront donc être décrites de façon dynamique par 4 paramètres : 3 constantes, P, b et W, et une variable, N.

Mais les 3 paramètres P, b et W sont, au départ, des inconnues. Il nous faut donc 3 relations pour les calculer. Pour cela nous allons observer sur les différentes plantes tous les rameaux qui sont branchés à la même distance K (en entre-nœuds) du sommet : nous mesurerons leur taille, et nous calculerons la moyenne et la variance des valeurs obtenues.

Appelons TK le point de branchement de ces rameaux (fig. 1). En fait, compte tenu du fonctionnement aléatoire de la tige principale, «l'étage» TK ainsi choisi ne correspond pas à une seule «dimension», mais théoriquement à une infinité de valeurs possibles. Les 10 entre-nœuds situés entre l'étage 10 et le sommet pourront par exemple être obtenus par 10 unités de dimension, sans génération de pause, ou par 11 unités de dimension avec une pause, etc., ou plus généralement par N unités de dimension avec t pauses, N - t étant égal à 10.



$D = \text{«dimension»TK} \cdot RK = \text{«dimension»TK} \cdot S$

Figure 1

Schéma du branchement d'un axe d'ordre 2 sur un axe d'ordre 1.

Diagram for connecting an order 2 axis to an order 1 axis.

La «dimension» dans ce cas varie selon la loi binomiale négative (K, P) : se reporter à l'annexe 1 pour des explications complémentaires sur cette loi de probabilité. La valeur moyenne du nombre d'unités de dimension qui correspondent au nombre K d'entre-nœuds réellement observés sera alors :

$$N = \frac{K}{P}$$

avec une variance :

$$V = \frac{K(1-P)}{P^2}$$

Connaissant la «dimension» moyenne N correspondant au nombre K d'étages qui séparent le sommet du point de branchement, on pourra déterminer la distribution de la taille des axes 2 de l'étage TK, puisque ceux-ci ont nécessairement subi le même nombre d'unités de dimension (fig. 1). On trouvera à l'annexe 2 le détail du calcul de la moyenne \bar{X} et de la variance V de cette distribution. On obtient :

$$\bar{X} = \frac{WKb}{P} \quad (2)$$

$$V = \frac{WKb(1-b)}{P} + \frac{W^2Kb^2(1-P)}{P^2} \quad (3)$$

Cette variance V est dite variance totale de la population des axes d'ordre 2 branchés à K étages du sommet. Dans la pratique, elle sera estimée par la valeur classique :

$$V = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{T - 1}$$

Il nous manque encore une relation pour calculer nos 3 inconnues. Pour cela, nous allons calculer la variance interne moyenne des différents couples constitués chacun par le rameau d'ordre 2 branché à K étages du sommet et le rameau du même ordre mais branché L entre-nœuds plus bas, ces deux rameaux étant pris sur la même plante. Soient X_1 et X_2 ces rameaux. La variance interne pour une plante peut se mettre sous la forme suivante :

$$v_i = \frac{\overline{(X_1 - X_2)^2} + \overline{(X_2 - X_1)^2}}{2 - 1}$$

ou bien, sous une forme plus simple :

$$v_i = \frac{\overline{(X_1 - X_2)^2}}{2(2 - 1)}$$

La variance interne moyenne pour T plantes est :

$$V_i = \frac{\sum (X_1 - X_2)^2}{2T}$$

Cette variance est plus faible que celle donnée par deux rameaux pris dans les mêmes conditions sur deux tiges

différentes. En effet du sommet jusqu'à l'entre-nœud K la succession des tests d'accroissement est la même pour les deux rameaux. On peut démontrer (voir à l'annexe 3) que :

$$V_i = \frac{(K + L/2)}{P} Wb(1-b) + \frac{b^2 W^2 L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2 L^2 b^2}{2P^2} \quad (4)$$

Un cas particulier est celui où $L=0$ (verticille de rameaux). On a alors :

$$V_i = \frac{WKb(1-b)}{P}$$

Cette relation est utilisée chez le caféier (de REFFYE, 1981a), qui présente justement la particularité de posséder des verticilles. On remarque que dans ce cas le deuxième terme de la variance totale V a disparu.

Nous avons donc finalement \bar{X} , V , V_i , exprimés en fonction de K , L , P , b et W . K et L étant fixés, nous pouvons donc calculer les trois inconnues P , b et W en fonction de X , V et V_i .

Pour faciliter les calculs, on pose :

$$U = \frac{Wb}{P} = \frac{\bar{X}}{K}$$

Cela donne :

$$1-b = \frac{1}{\bar{X}} \left[V_i - \frac{L}{2} \left(\frac{V}{K} + LU^2 \right) \right]$$

$$1-P = \frac{1}{\bar{X}^2} \left[K \left(V - V_i + \frac{L^2 U^2}{2} \right) + \frac{VL}{2} \right]$$

$$W = \frac{\bar{X}P}{Kb}$$

On peut donc calculer les paramètres de la croissance des cimes à partir de l'observation de leur variabilité, si cette croissance suit bien le modèle proposé.

Calcul des paramètres de la croissance des tiges et des branches fructifères du cotonnier

Liaison moyenne-variance

6 relevés de la taille des entre-nœuds pour 50 cotonniers ont été faits à intervalle régulier entre juin et septembre qui marque l'arrêt de la croissance (tableau 1 et fig. 2).

En comptant le couple 0, 0, on constate qu'on a affaire à une régression linéaire significative ($R = 0.96$). On a entre moyenne et variance la liaison :

$$V = 0,18 \bar{X}$$

D'après la relation (1'), en remplaçant b par P , on a :

$$V/\bar{X} = 1 - P$$

Donc la probabilité d'élongation de la tige principale est :

$$P = 1 - V/\bar{X} = 1 - 0,18 = 0,82$$

Pour évaluer la précision de cette valeur, nous utilisons la relation connue :

$$S_{(1-P)}^2 = \frac{1-R^2}{n-2} \times \frac{S^2(V)}{S^2(X)}$$

$$S_{(1-P)} = \sqrt{\frac{1-0,93}{5} \times \frac{2,08}{56,7}} = 0,02$$

TABLEAU 1.

Liaison moyenne-variance de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la tige principale pendant la campagne.

Mean-variance of the internode number distribution on the main stem during the growing season.

Moyenne \bar{X}	Variance V
0	0
4,15	0,38
4,88	1,05
7,30	0,58
10,12	1,12
17,90	3,46
20,68	3,49

Par cette méthode on obtient donc la probabilité d'élongation de la tige avec une très bonne précision :

$$P = 0,82 \pm 0,04$$

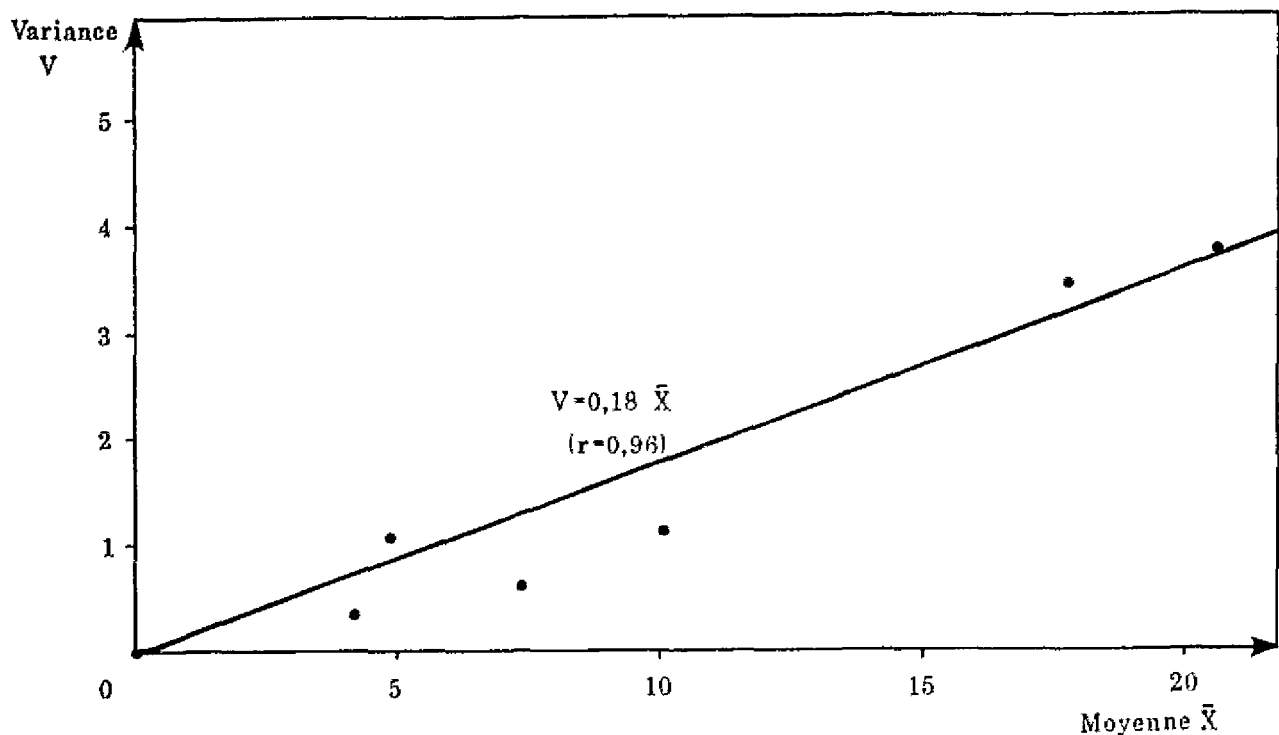


Figure 2

Liaison moyenne-variance trouvée sur les valeurs de la "taille" (nombre d'entre-nœuds) des tiges de cotonniers, lors de 6 mesures successives pendant la période de croissance.

Mean variance relation found on the values of the "size" (number of internodes) of the cotton plant stems, during six successive measuring throughout the growth period.

Distribution du nombre des entre-nœuds par tige en fin de croissance

$$\text{et } N = \frac{20,68}{0,83} = 24,86$$

Le tableau 2 montre la distribution obtenue en ce qui concerne le nombre des entre-nœuds par tige après l'arrêt de la croissance.

soit sensiblement 25 tests de croissance : la «dimension» des tiges est de 25.

TABLEAU 2.

Distribution du nombre d'entre-nœuds sur la tige principale.

Distribution of the internode numbers on the main stem.

Nb. d'entre-nœuds	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Nb. de plantes	1	4	2	4	6	16	12	2	3

Cette distribution présente une moyenne $M = 20,68$ et une variance $V = 3,42$

On peut considérer qu'il s'agit d'une loi binomiale de paramètres P et N :

$$P = 1 - (3,42/20,68) = 0,83$$

En opérant un regroupement des classes à faible effectif on peut tester la validité de l'ajustement à la loi binomiale (25, 0,83). La probabilité d'obtenir une valeur x de nombre d'entre-nœuds, donc d'obtenir une succession de x résultats positifs après N tests d'accroissement, est d'après cette loi de :

$$P_{(x)} = C_N^x P^x (1 - P)^{N-x}$$

En multipliant cette probabilité par 50, taille de l'échantillon de cotonniers, on obtient l'effectif théorique attendu de cotonniers présentant x entre-nœuds. Le tableau 3 permet de comparer cette valeur avec celle réellement observée. La figure 3 représente les histogrammes correspondants.

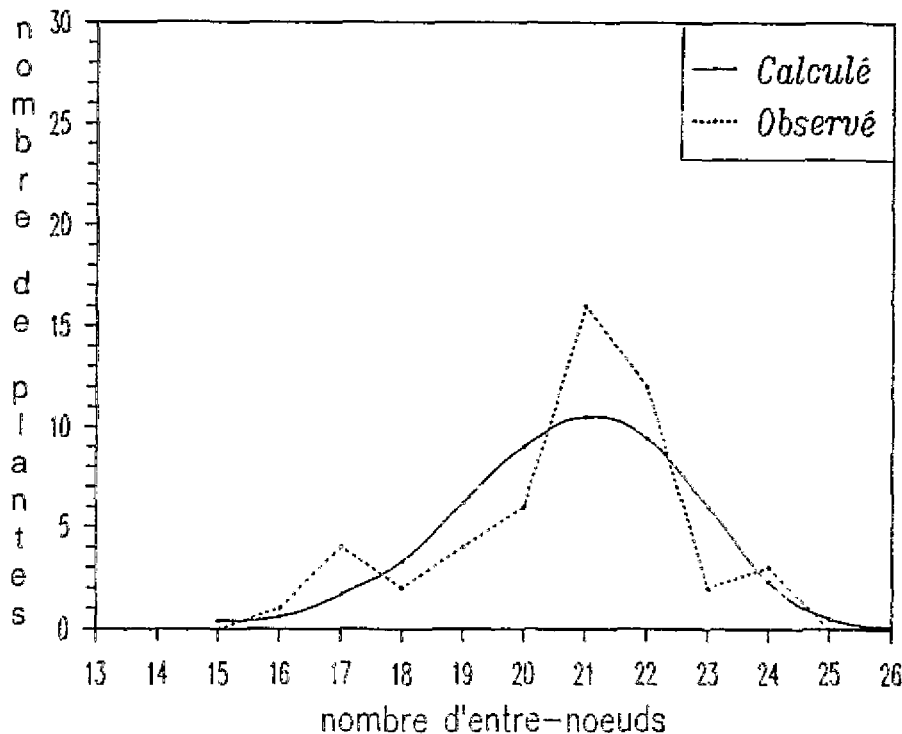


Figure 3

Histogramme de la "taille" de l'axe principal observée sur 50 cotonniers à la fin de la période de croissance. Comparaison avec la valeur calculée pour un ajustement à une loi binomiale.

Histogram of the "size" of the main axis as observed on 50 cotton plants at the end of the growth period. Comparison with a calculated value for adjustment to a binomial law.

TABLEAU 3

Ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale (25, 0.83).

Adjustment of the number of internodes on the stem to a binomial law (25, 0.83).

Classe	0-18	19	20	21	22	23-25
Nb. observé	7	4	6	16	12	5
Nb. théorique	5,94	6,20	9,08	10,55	9,37	3,86

En testant la valeur du χ^2 pour les données de ce tableau on obtient 7,24 pour un seuil théorique (0,05 et 4 d.d.l.) de 9,48. L'ajustement à la loi binomiale est donc correct. Pour une loi binomiale l'écart-type d'estimation du paramètre P prend la valeur suivante (SNEDECOR et COCHRAN, 1957):

$$s_{(P)} = \sqrt{\frac{P(1-P)}{n}} = 0.053$$

L'intervalle de confiance de P par cette méthode est donc (approximation normale) :

$$P = 0.83 \pm 0.11$$

En conclusion, la croissance de l'axe principal du cotonnier se réalise avec des probabilités d'élongation constantes et égales à 0,83 au cours du temps. On peut considé-

rer que tout se passe comme si le fonctionnement du méristème terminal était soumis à une succession de tops d'horloge réguliers, au nombre de 25 au total, et qu'à chacun de ces tops se déroule un tirage aléatoire, qui décide si oui ou non un entre-nœud va se former, et ceci avec une probabilité de 0,83 de réussite à chaque fois.

Calcul pour la cime du cotonnier en fin de croissance

On appellera cime du cotonnier l'ensemble formé par la tige principale et les branches fructifères primaires, en excluant toutes les branches végétatives. Sur cette cime on pourra mesurer facilement le nombre d'entre-nœuds situés entre le 6^e et le 12^e étage à partir du sommet. En deçà, les branches ne font guère plus d'un entre-nœud, et au delà on arrive dans la zone à réitérations, où se trouvent les

branches végétatives primaires.

Comme le cotonnier ne produit pas de verticilles, on prendra pour le calcul de la variance interne la valeur $L = 1$.

Aux étages 10 et 11 de la tige principale on a observé les distributions indiquées au tableau 4, exprimées en nombre d'entre-nœuds sur les branches fructifères.

TABLEAU 4.
Nombre d'entre-nœuds des branches fructifères à 10 et à 11 étages du sommet de la tige.
Number of internodes on fruiting branches at the 10th and the 11th levels from the stem top.

N° plante	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
Etage 10	3	3	4	3	3	3	3	2	3	4	3	3	4	3	3	3	3	2	3	3	2	3	4	4	4	3
Etage 11	4	4	3	4	3	4	4	4	4	4	3	3	4	3	4	3	3	4	1	3	3	3	4	4	4	4

N° plante	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Etage 10	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	4	2	2	4	4	3	3	3	3	4	3	5	4
Etage 11	3	3	4	2	3	4	4	3	3	4	3	5	3	3	4	4	4	3	4	3	4	4	5	4

La moyenne \bar{X} pour le 10^e étage est égale à :

$$\bar{X} = \frac{\sum \bar{X}_{10i}}{50} = \frac{3 + 3 + 4 + \dots}{50} = 3,18$$

L'estimation de la variance totale pour cet étage est :

$$V = \frac{\sum (X_{10i} - \bar{X})^2}{50 - 1} = \frac{3^2 + 3^2 + 4^2 + \dots - 50(3,18)^2}{50 - 1} = 0,395$$

L'estimation de la variance interne entre le 10^e et le 11^e étage est la suivante:

$$V_i = \frac{\sum (X_{10i} - X_{11i})^2}{2 \times 50} = \frac{(3-4)^2 + (3-4)^2 + (4-3)^2 + \dots}{2 \times 50} = 0,320$$

La résolution du système constitué par les équations (2), (3) et (4) permet de calculer facilement pour le 10^e étage :

- la probabilité d'élongation des tiges $P = 0,86$;
- la probabilité d'élongation des rameaux $b = 0,92$;
- le rapport de rythme tige/rameaux $W = 0,29$.

La figure 4 représente l'histogramme des tailles réelles des branches fructifères à ce 10^e étage, et celui des valeurs théoriques des effectifs calculées par la méthode indiquée en annexe 2.

Le tableau 5 donne le récapitulatif des valeurs P , b , W , calculées du 6^e au 12^e étage à partir du sommet pour les 50 tiges étudiées.

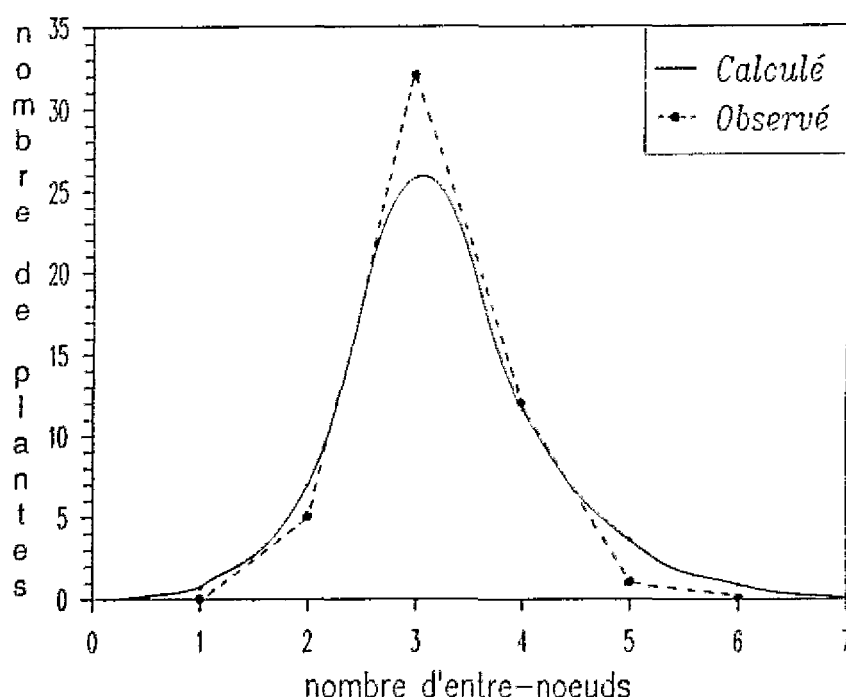


Figure 4

Histogramme de la "taille" de la branche fructifère branchée à 10 étages en dessous du sommet (observation sur 50 cotonniers). Comparaison avec la valeur calculée à l'aide de probabilités.

Histogram of the "size" of the fruiting branch connected 10 layers under the summit (observation on 50 cotton plants). Comparison with the calculated value with the assistance of probabilities.

TABLEAU 5.

Valeur des paramètres P, b et W calculés pour différents étages à partir du sommet.

Values of the P, b and W parameters calculated for various levels from the top.

Etage	P tige	b rameaux	W rapport de rythme
6	0,93	0,82	0,28
7	0,69	0,89	0,22
8	0,68	0,88	0,22
9	0,72	0,90	0,25
10	0,86	0,92	0,29
11	0,93	0,88	0,34
12	0,72	0,91	0,26
valeur moyenne	0,78	0,88	0,27
écart-type moyenne	0,04	0,01	0,02

Les 7 étages mentionnés constituent en fait un échantillon équivalent à $7 \times 50 = 350$ tiges, ce qui améliore considérablement la précision sur le calcul des paramètres.

Les variations de P d'un étage à l'autre sont plus fortes

que celles de b comme on peut le prévoir par la théorie. Elles ne sont pas significatives, et de l'ordre de grandeur prévu pour un échantillon aléatoire de 50 individus. Il en est de même pour les valeurs de b. Tous les rameaux fructifères ont donc le même fonctionnement.

Conclusion

On peut maintenant comparer les valeurs de P calculées par les trois méthodes :

- par la méthode de la liaison moyenne-variance : $P = 0,82 \pm 0,04$

- par la distribution de la taille des tiges en fin de croissance : $P = 0,83 \pm 0,11$;

- par le calcul des cimes : $P = 0,78 \pm 0,08$

Il est remarquable d'arriver ainsi à des valeurs pratiquement identiques : cela montre que l'irrégularité du développement des cimes provient directement des processus aléatoires de croissance. On remarquera aussi que la probabilité d'élongation des rameaux est plus forte que celle des tiges. Enfin le rythme de croissance des rameaux est de 0,27 par rapport à celui des tiges : cela veut dire que les tiges se développent environ 4 fois plus vite que les branches fructifères, du moins dans le cas de Montpellier, et avec la variété que nous avons utilisée. Sur le plan biologique, la tige produit 3 à 4 entre-noeuds avant que les rameaux n'en fassent un.

Niveau du passage des branches végétatives aux branches fructifères

On constate qu'il existe, en allant de la base de la plante vers le sommet, un gradient de transformation du fonctionnement des rameaux du type monopodial vers le type sympodial. Dans le bas du cotonnier, il ne se forme que des «ré-itérations» monopodiales, tandis qu'à partir d'un certain niveau l'axe principal porte des branches fructifères sympodiales. On verra dans un prochain article que ce gradient concerne également les branches axillaires qui peuvent apparaître encore plus haut sur la plante.

Loi d'apparition de la première branche fructifère

Pour les 50 cotonniers que nous avons étudiés, le numéro du noeud de la tige portant la première branche fructifère présente la distribution indiquée au tableau 6 (en comptant 1 pour le noeud cotylédonnaire).

La moyenne de cette distribution est 4,9 et la variance 1,07. Elle peut être ajustée à une loi binomiale : $N = 6$; $P = 0,79$; $S_{(P)} = 0,06$

TABLEAU 6.

Distribution de la position du noeud du premier sympode et son ajustement à une loi binomiale (6, 0,79).
Distribution of node position for the first sympodia and adjustment to a binomial law (6, 0.79).

Classe	1	2	3	4	5	6	7
Nb. observé	0	0	6	11	17	15	1
Nb. théorique	0,11	0,9	4,6	12,9	19,3	12,2	-

La valeur de P trouvée est comparable avec la valeur de la probabilité d'élongation de la tige principale, compte tenu de l'écart-type.

On en déduit que la première branche fructifère apparaît au 6^e test d'accroissement de la tige, pour la variété Pavlikeni.

Simulation graphique du cotonnier : le logiciel AMAP

Lorsque les différentes probabilités de fonctionnement ont été déterminées par le calcul, il nous est possible de dessiner un cotonnier avec toute sa variabilité, grâce à l'ordinateur : celui-ci n'a plus qu'à simuler le développement des différents axes en affectant de manière aléatoire une valeur 0 ou 1 au résultat de chaque test avec la probabilité convenable.

Nous utilisons pour cela le logiciel AMAP qui est un programme informatique conçu pour simuler la croissance et l'architecture de n'importe quel végétal, au sens le plus large.

Conçu à l'origine par Philippe de REFFYE, il permettait de dessiner des plantes en 3 dimensions sur des tables traçantes. La structure était schématique et la représentation était de type «fil de fer».

Marc JAEGER a développé ensuite le programme initial en augmentant ses performances et ses possibilités sur les plans informatique et graphique, et Claude EDE-LIN a permis l'introduction des connaissances actuelles sur l'architecture des végétaux, découlant des conceptions d'HALLE et OLDEMAN (1970).

Le logiciel peut indifféremment tracer des plantes herbacées, des fleurs, des buissons, des arbustes ou des arbres avec un degré de précision qui ne dépend que de l'investissement fait dans la mesure des éléments du végétal.

S'il est relativement simple de tracer correctement en deux jours des arbres bien connus comme le peuplier, le calcul complet du développement d'une plante avec ses lois fait l'objet d'études assez longues (deux ans pour le cotonnier, le caféier, le litchi). Le logiciel permet ensuite d'obtenir une représentation fidèle de la plante calculée.

La figure 5 montre le résultat d'une simulation de l'architecture du cotonnier par ce logiciel. Il s'agit d'une représentation «fil de fer» en deux dimensions de 6 cotonniers obtenus par tirage aléatoire. Elle est limitée à l'axe principal et aux branches fructifères primaires. On peut y observer la variabilité d'un pied à un autre en ce qui concerne le nombre d'entre-nœuds des tiges principales, la position de la première branche fructifère, le nombre d'entre-nœuds et la disposition des diverses branches fructifères. La simulation complète de la plante sera présentée ultérieurement.

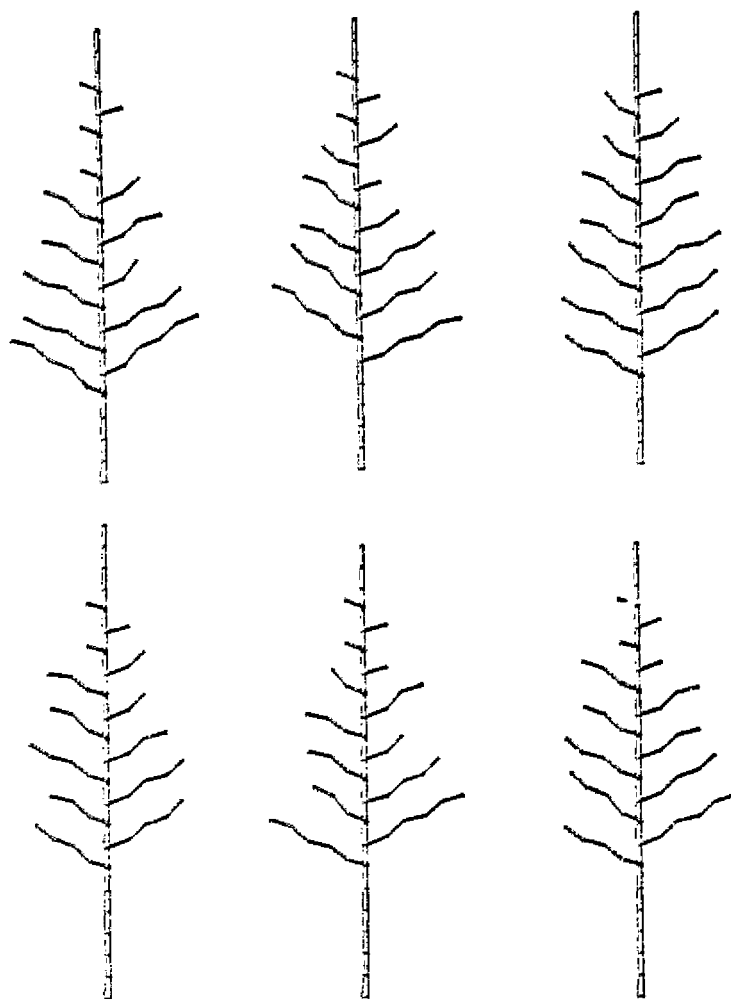


Figure 5
Tiges et branches fructifères primaires de 6 tirages aléatoires de cotonniers. Représentation "filaire" en 2 dimensions. Variété Pavlikéni 73 cultivée à Montpellier à grand écartement.
Stems and primary fruiting branches of 6 random outputs of cotton plants. Cultivar Pavlikeni 73 grown in Montpellier (France) at wide spacing.

Conclusion

L'utilisation d'une méthode stochastique dans la modélisation de l'architecture du cotonnier a donné des résultats cohérents et s'est révélée tout à fait fructueuse.

Dans le cas du caféier les probabilités de fonctionnement successives observées sur un même axe peuvent prendre des valeurs variables : c'est ce qu'on observe sur les rameaux à croissance «amortie» (de REFFYE, 1981 a). Le phénomène de la mortalité des rameaux vient compliquer encore la structure des arbres (de REFFYE, 1981 b).

Le cotonnier présente au contraire un fonctionnement beaucoup plus simple en particulier pour ce qui concerne la partie supérieure de la plante : il n'y a pas de mortalité des rameaux, ni de phénomène d'amortissement. Dans les conditions de notre étude, nous pouvons considérer que les probabilités de fonctionnement sont constantes pour l'ensemble des branches fructifères, avec une valeur de l'ordre de 0,90. Pour l'axe principal la probabilité de fonctionnement est un peu plus réduite, de l'ordre de 0,80. De plus les sympodes fonctionnent avec un rapport de rythme de 1/4 par rapport aux axes sur lesquels ils sont branchés. Notons cependant que dans d'autres conditions de culture (climat tropical, variétés moins précoces), les résultats pourraient être différents en ce qui concerne la valeurs de ces paramètres. Avec de fortes densités de semis on pourrait aussi observer une limitation de la croissance des branches sympodiales inférieures.

Une conclusion particulièrement importante est que dans tous les cas les probabilités ont pu être calculées avec

une bonne précision et avec des résultats concordants par l'utilisation de 3 méthodes différentes.

Tout se passe exactement comme si la croissance du cotonnier était réglée par une «horloge» délivrant des tops réguliers et constants et qu'à chacun d'entre eux (pour la tige) ou tous les 4 tops (pour les sympodes) la formation d'entre-noeud était décidée ou non, et cela avec une certaine probabilité. Jusqu'à présent on n'a pas pu mettre en évidence la réalité physique d'un tel phénomène avec l'existence de pauses dans le fonctionnement des méristèmes du cotonnier, mais par contre cela est parfaitement observable chez le caféier (de REFFYE, 1981 a).

Une fois que les paramètres caractérisant les diverses probabilités de fonctionnement ont été calculés, le logiciel AMAP nous permet de construire graphiquement par une succession de tirages aléatoires les entre-noeuds d'un cotonnier qui sera exactement une copie de ce qu'on peut réellement trouver dans la nature, avec tous ses détails et ses irrégularités. Ce ne sera plus, comme avec les autres types de modélisation, un cotonnier «moyen» qui n'a pas d'existence réelle. Ici, au contraire, nous tenons compte de la variabilité elle-même du nombre d'entre-noeuds enregistré dans la nature (en moyenne et variance) pour en déduire les lois de fonctionnement de la plante.

Dans un prochain article nous utiliserons la méthode stochastique pour décrire le fonctionnement du reste de la plante : branches monopodiales et branches axillaires.

Bibliographie

- FELLER W., 1957. — An introduction to probability theory and its applications. - *John WILEY Ed.*, 3rd edition, 509 p.
- FRANQUIN P., 1970. — Modèles mathématiques de structure chez les végétaux. I. Principes de structure et production de nombre. - *Cahiers ORSTOM*, sér. biol., 14, 77-125.
- FRANQUIN P., 1972. — Modèles mathématiques de structure chez les végétaux. II. Relations de structure. - *Cahiers ORSTOM*, sér. biol., 17, 3-21.
- FRANQUIN P., 1985. — Compétition, développement morphogène du cotonnier et production de la plante. - *Oecol. plant.*, 6, 20 : n° 2, 153-167.
- HALLE F. et OLDEMAN R.A.A., 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. - *Ed. Masson et Cie*, (Paris).
- de REFFYE Ph., 1979. — Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. - *Thèse Doctorat-ès-Sciences n° 2193*, Université de Paris-sud.
- de REFFYE Ph., 1981 a. — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 1. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. - *Café Cacao Thé*, 25, 2, 83-103.
- de REFFYE Ph., 1981 b. — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 2. Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. - *Café Cacao Thé*, 25, 4, 219-229.
- de REFFYE Ph., 1982. — Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier Robusta. 3. Etude de la ramification syllephtique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires. - *Café Cacao Thé*, 26, 2, 77-96.
- SNEDECOR G.W. et COCHRAN W.G., 1957. — Statistical methods. - *Iowa State Univ. Press*.

Annexes

1. La loi binomiale négative et son utilisation en architecture des plantes.

On sait que la loi binomiale simple de paramètres (n, p) indique la probabilité d'obtenir un nombre x de succès après n tirages au sort indépendants lorsque pour chacun d'entre eux la probabilité est p d'obtenir un succès et $1-p$ d'obtenir un échec.

Les probabilités d'état de la loi, c'est-à-dire les probabilités pour que l'on obtienne un nombre donné x de succès après une série de n tirages, sont les suivantes :

$$P_{x,n} = C_n^x p^x (1-p)^{n-x}$$

Mais il se peut qu'on s'intéresse au contraire au nombre de tirages qu'il va falloir attendre pour voir un nombre donné de succès se réaliser : on utilise alors la loi binomiale négative. Lorsque la probabilité est p d'obtenir un succès lors de chaque tirage individuel, la loi négative de paramètres (k, p) indique pour tout x la probabilité pour que le k ème succès se produise au tirage $x+k$, ou, ce qui revient au même, la probabilité pour que x échecs précèdent le k ème succès. Exprimée en nombre d'échecs pour un nombre k donné de succès, la valeur moyenne de cette loi est de $k(1-p)/p$, avec une variance de $k(1-p)/p^2$. Exprimée en nombre de tirages nécessaires pour obtenir k succès, la moyenne est de k/p , la variance restant inchangée.

Les probabilités d'état de cette loi, c'est-à-dire les probabilités pour que le nombre d'échecs prenne la valeur x avant qu'on obtienne le k ème succès, sont données par la relation suivante :

$$P_{x,k} = C_{x+k-1}^k p^k (1-p)^x$$

Lorsqu'on observe les rameaux de la cime d'une plante situés à K étages en dessous du sommet sur l'axe principal (voir fig. 1), le nombre K correspond bien au nombre de succès (le nombre d'entre-nœuds formés) qui ont été obtenus après un certain nombre $N = K + x$ de tirages de probabilité P (le nombre de tests d'accroissement). La loi binomiale négative de paramètres (K, P) s'applique donc à ce cas : elle nous indique précisément la probabilité pour que ces K entre-nœuds aient été obtenus après un nombre donné x de pauses, donc pour qu'ils correspondent en fait à $N = K + x$ unités de dimension. La moyenne de la distribution est de $K(1-P)/P$ pauses. Par exemple si $P = 0,80$, lorsqu'on observe réellement 10 entre-nœuds à partir du sommet il y a eu en fait en moyenne 2,5 pauses, c'est-à-dire qu'on a enregistré 12,5 unités de dimension, toujours en moyenne : cette valeur correspond bien à K/P unités de dimension.

2. Etude de la distribution de la taille des rameaux à K entre-nœuds du sommet. Utilisation des fonctions génératrices

La distribution de la taille des rameaux branchés à K

entre-nœuds du sommet peut être étudiée de plusieurs façons.

Une première méthode consiste à utiliser la fonction génératrice de la distribution observée. En calcul des probabilités la notion de fonction génératrice se révèle particulièrement puissante pour la solution de nombreux problèmes (FELLER, 1957).

Par définition, la fonction génératrice d'une certaine suite de nombres p_0, p_1, p_2, \dots est une fonction $G(z)$ où la variable z n'a pas de signification particulière, mais pour laquelle ces nombres représentent les coefficients successifs du développement en série :

$$G(z) = p_0 + p_1 z + p_2 z^2 + p_3 z^3 + \dots$$

Dans notre cas particulier, la fonction génératrice d'une loi de probabilité sera celle pour laquelle les coefficients précédents représentent les probabilités d'état successives de la variable aléatoire x :

$$p_0 = P_{x=0}, \quad p_1 = P_{x=1}, \quad p_2 = P_{x=2}, \text{ etc...}$$

La fonction génératrice étant connue, la formule de MAC-LAURIN nous permettra de calculer ces probabilités d'état en utilisant les dérivées successives de la fonction :

$$P_{x=0} = G(0), \quad P_{x=1} = G'(0)/1, \quad P_{x=2} = G''(0)/2!, \text{ etc.}$$

De plus, la fonction génératrice présente une particularité très intéressante : sa dérivée première $G'(z)$ permet de calculer la moyenne M de la distribution qu'elle représente, et la dérivée seconde $G''(z)$ la variance V . On a :

$$M = G'(1) \quad V = G''(1) + M - M^2$$

Nous citerons encore diverses propriétés utiles. Lorsqu'une loi résulte de la sommation de plusieurs lois élémentaires, sa fonction génératrice est le produit des fonctions génératrices de ces lois élémentaires. Une autre situation est celle où une loi de probabilité résulte de la sommation d'un nombre N de lois élémentaires de distribution identique, mais où ce nombre N est variable et suit lui-même une loi aléatoire. Dans ce cas, la fonction génératrice de la loi globale est obtenue par la composition des fonctions génératrices des deux lois qui interviennent.

Un exemple de fonction génératrice est celle de la loi binomiale simple (n, p) . C'est :

$$G(z) = (1-p+pz)^n$$

Cette loi résulte en effet de la sommation de n tirages élémentaires identiques dont la fonction génératrice est $1-p+pz$.

Pour la loi binomiale négative (k, p) :

$$G(z) = \left(\frac{p}{1-(1-p)z} \right)^k \quad \text{ou} \quad G(z) = \left(\frac{pz}{1-(1-p)z} \right)^k$$

La première formule convient lorsque l'on comptabilise le nombre d'échecs et la seconde lorsqu'on comptabilise le nombre de tirages.

Revenons maintenant à la distribution de la taille des rameaux situés à K étages sous le sommet dans une population de cotonniers. Pour simplifier supposons pour l'instant que le rapport de rythme W entre tige et rameaux est égal à 1. La taille de ces rameaux va résulter de la sommation des réussites d'un certain nombre N de tirages élémentaires lors du fonctionnement du rameau avec une probabilité b . Mais ce nombre N n'est pas constant : il est lui-même aléatoire et égal au nombre variable d'unités de dimension qui correspondent à K étages. Or comme on l'a vu à l'annexe 1, N suit une loi binomiale négative de paramètres (K, P) . Finalement, la fonction génératrice du fonctionnement global va donc résulter de la composition de deux lois : la loi élémentaire de fonctionnement du rameau $G(z) = 1 - b + bz$, et la loi binomiale négative, exprimée en nombre de tirages :

$$G(Z) = \left(\frac{PZ}{1 - (1-P)Z} \right)^K$$

D'après la règle de composition des fonctions génératrices signalée plus haut, on obtiendra la fonction génératrice cherchée en remplaçant dans la dernière formule Z par $1 - b + bz$:

$$G(z) = \left(\frac{P(1-b+bz)}{1 - (1-P)(1-b+bz)} \right)^K$$

en posant $(1 - b + bz) = \Phi(z)$ on trouve :

$$G(z) = P^K \Phi^K \left[\sum_{l=0}^{\infty} C_{K+l-1}^l (1-P)^l \Phi^l \right]$$

Les probabilités d'état sont les suivantes :

$$P_{(K+J)} = P^K \sum_{l=0}^{\infty} C_{K+l-1}^l (1-P)^l C_{K+J}^J (1-b)^{K+J} b^J$$

Théoriquement on pourrait obtenir ces probabilités d'état directement à partir des dérivées successives de la fonction, mais au prix de calculs laborieux, de même que la moyenne et la variance.

Heureusement le livre de FELLER (1957) nous indique une autre méthode pour évaluer la moyenne et la variance. Elle s'applique précisément au cas où une variable aléatoire est obtenue par la sommation d'un nombre aléatoire de variables aléatoires de distributions identiques.

Soient X_1, X_2, \dots, X_N des variables aléatoires mutuellement indépendantes, mais présentant toutes la même distribution, de moyenne commune $M(X)$ et de variance commune $V(X)$. Nous recherchons la moyenne $M(S)$ et la variance $V(S)$ de la distribution obtenue en faisant la somme S d'un nombre N de ces variables élémentaires, lorsque ce nombre N est lui-même une variable aléatoire :

$$S = X_1 + X_2 + \dots + X_N \quad (N = \text{aléatoire})$$

Soient $M(N)$ la moyenne et $V(N)$ la variance de la distribution du nombre aléatoire N . On peut montrer (à l'aide par exemple des fonctions génératrices) que l'on a :

$$M(S) = M(N) \cdot M(X)$$

$$V(S) = M(N) \cdot V(X) + M^2(X) \cdot V(N) \quad (5)$$

Ici on prendra pour variables X le résultat d'une succession de tirages au sort individuels identiques de probabilité b . Or pour chacun de ces tirages la moyenne est $M(X) = b$ et la variance $V(X) = b(1-b)$.

La variable aléatoire N sera le nombre d'unités de dimension correspondant à K entre-nœuds sur l'axe 1, qui comme on l'a vu à l'annexe 1 suit une loi binomiale négative, avec $M(N) = K/P$ et $V(N) = K \cdot (1-P)/P^2$.

On a donc finalement pour la distribution de la taille des axes 2 une moyenne :

$$M = \frac{Kb}{P}$$

et une variance :

$$V = \frac{Kb(1-b)}{P} + \frac{b^2 K(1-P)}{P^2}$$

Si maintenant on fait intervenir le rapport de rythme W on a :

$$M = \frac{KWb}{P}; \quad V = \frac{KWb(1-b)}{P} + \frac{W^2 b^2 K(1-P)}{P^2}$$

3. Variance interne entre 2 étages de rameaux distants de L entre-nœuds

Soient TK et TL les points de branchement des rameaux aux deux étages qui nous intéressent (fig. 6). Nous com-

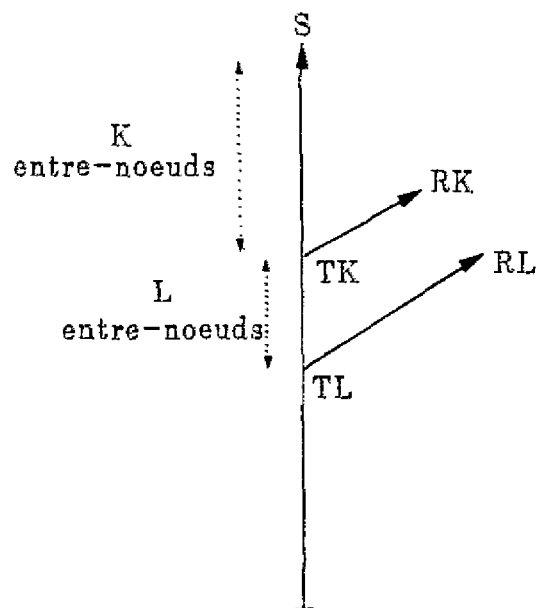


Figure 6
Schéma du branchement de 2 rameaux latéraux séparés par 2 entre-nœuds.
Diagram of the connection of 2 lateral branches separated by 2 internodes.

mencerons par calculer la variance de la taille des rameaux branchés en TK, lorsque la dimension en ce point prend une valeur déterminée, puis celle des rameaux branchés en TL, compte tenu du fonctionnement aléatoire de la tige entre TK et TL.

Supposons, par exemple, que le tirage de dimension au point TK prenne la valeur fixe N_i .

La dimension entre RK et TK est la même qu'entre S et TK, donc égale à N_i . La variance de la taille des rameaux branchés à l'étage TK se calcule alors facilement à partir de la relation (1'), en y faisant intervenir le facteur de rythme W :

$$V(K) = N_i Wb(1-b) \quad (6)$$

Passons maintenant à la variance des rameaux branchés en TL. La croissance de ces rameaux va résulter, comme en TK, d'une succession de tirages élémentaires de BERNOULLI de moyenne $M(X)=b$ et de variance $V(X)=b(1-b)$, mais ici ces tirages sont répétés un nombre variable de fois (et non plus constant et égal à N_i). Il nous reste à évaluer la loi de ce nombre aléatoire. La dimension entre les points RL et TL est la même qu'entre S et TL, c'est-à-dire égale à la somme de la dimension entre S et TK et de la dimension entre TK et TL. La première a été prise constante et égale à N_i . La seconde suit une loi binomiale négative de moyenne L/P et de variance $L(1-P)/P^2$, conformément à ce que nous avons vu plus haut. Finalement, la valeur de la dimension pour le rameau entre RL et TL suit une loi binomiale négative de moyenne $M(N_L)$ et de variance $V(N_L)$ avec :

$$M(N_L) = N_i + L/P \quad \text{et} \quad V(N_L) = \frac{L(1-P)}{P^2}$$

Grâce à l'utilisation de la relation (5) de composition des lois aléatoires, nous en déduisons la variance $V(L)$ de la taille des rameaux branchés au point TL, pour une dimension donnée N_i en TK :

$$V(L) = (N_i + L/P) b(1-b) + b^2 \frac{L(1-P)}{P^2}$$

En faisant intervenir le rapport de rythme W on trouve :

$$V(L) = (N_i + L/P) Wb(1-b) + W^2 b^2 \frac{(1-P)L}{P^2} \quad (7)$$

A partir de $V(K)$ et $V(L)$, nous allons maintenant pouvoir calculer la variance interne V_i pour les couples de rameaux branchés en TK et TL.

La dimension au point TK est de N_i . Au point TL, elle est en moyenne de $N_i + L/P$. Pour chaque couple de rameaux, la dimension moyenne est la moyenne de ces deux valeurs, soit $N_i + L/2P$. Par utilisation de la relation (1), on passe ensuite des dimensions aux tailles moyennes des rameaux en multipliant ces valeurs par la probabilité de

fonctionnement b des rameaux, (ou plus exactement par Wb , pour tenir compte du rapport de rythme). Calculons maintenant la variance globale des deux populations de rameaux $V(G)$, toujours pour une valeur N_i fixe. On sait (théorème de KOENIG) que cette variance s'obtient à partir des variances individuelles et du carré du décentrage de chacune de leur moyenne $N_i Wb$ et $(N_i + L/P) Wb$ avec la moyenne générale $(N_i + L/2P) Wb$. En prenant des échantillons de même poids on a :

$$V(G) = \frac{V(K)}{2} + \frac{V(L)}{2} + \frac{1}{2} \left[(N_i Wb - (N_i + \frac{L}{2P}) Wb)^2 + (N_i + \frac{L}{P}) Wb - (N_i + \frac{L}{2P}) Wb \right]^2$$

On trouve finalement :

$$V(G) = \frac{V(K)}{2} + \frac{V(L)}{2} + \frac{W^2 b^2 L^2}{4P^2}$$

Remplaçons maintenant $V(K)$ et $V(L)$ par leurs valeurs dans (6) et (7) :

$$V(G) = \frac{N_i Wb(1-b)}{2} + \frac{(N_i + L/P) Wb(1-b)}{2} + \frac{W^2 b^2 L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2 b^2 L^2}{4P^2}$$

Nous nous rappelons que cette dernière formule a été obtenue pour une valeur fixe N_i de la dimension au point TK. En fait N_i suit une loi binomiale négative, comme nous l'avons vu à l'annexe 2, et peut prendre en principe une infinité de valeurs possibles. Nous savons qu'avec cette loi la valeur moyenne prise par N_i est K/P . Finalement la variance interne cherchée V_i relative aux étages TK et TL prend donc la valeur théorique suivante :

$$V_i = \frac{(K + L/2) Wb(1-b)}{P} + \frac{W^2 b^2 L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2 b^2 L^2}{4P^2} \quad (8)$$

Cependant cette formule a été obtenue en raisonnant sur des populations présumées infinies. Dans la pratique, au contraire, ce sont des estimations de ces variances théoriques que nous allons utiliser pour la résolution de notre système de 3 équations, et ces estimations sont obtenues à partir d'un échantillon de taille réduite. Il se pose alors un problème de degrés de liberté qui peut modifier assez notablement le résultat théorique, comme nous avons pu le constater grâce à des simulations par la méthode de MONTE-CARLO. En particulier, le troisième élément de la relation (8) est à modifier complètement : le facteur $1/4$ qui y figure devient en fait égal à $1/2$ lorsque l'on ne dispose que d'un seul rameau à chacun des étages TK et TL, comme c'est le cas pour le cotonnier. La valeur exacte de la variance interne est en fait la suivante :

$$V_i = \frac{(K + L/2) Wb(1-b)}{P} + \frac{W^2 b^2 L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2 b^2 L^2}{2P^2} \quad (9)$$

Dans le cas de plantes à verticilles, on peut montrer que la troisième partie de la formule est à multiplier par le facteur de correction suivant, dans lequel n est le nombre de rameaux par verticilles:

$$\frac{n}{2n-1}$$

Dans le cas où $n = 1$ ce facteur de correction prend bien la valeur 1 comme dans la formule (9), tandis que pour n très grand ce facteur prend la valeur $1/2$, comme dans la formule théorique (8).

Stochastic modelling for cotton growth and architecture

I. Main stems and primary fruiting branches

Ph. de Reffye, M. Cognée, M. Jaeger and B. Traoré

Abstract

This article presents a model for cotton plant growth and architecture based on a stochastic concept.

In this model, meristem development is considered to be governed by a series of growth tests, each test being matched to a certain success probability for internode formation. The construction of a stem or branch is described by a binomial probability law.

The growth probabilities obtained for the main axis are in the

range of 0.8 (results achieved by three different methods) and for the primary fruiting branches close to 0.9. However, the development rhythm is 4 times higher for stems than for fruiting branches, at least for the variety cultivated and under Montpellier conditions.

When the growth law parameters have been defined, we use a software to graphically build cotton plants by a series of random choices and with all of the structural variability which can be found in nature.

KEY WORDS: cotton plant, probabilities, modelling, growth, architecture.

Introduction

The objective of this research is to improve our knowledge of cotton plant architecture with a new method using the probability theory.

In this paper, we will consider cotton architecture to be an arrangement and structure of the monopodial (vegetative) and sympodial (fruit-bearing) branches which the plant is composed of. A better understanding of this characteristic will allow us to determine the position and number of potential fruit-bearing sites on a cotton plant.

Considering the occurrence of the abscission phenomena, architecture is only the first step towards yield development, but it is still of interest, particularly with regard to the genetic aspect. One of our goals in this study is to define accurate breeding criteria for yield.

Among the existing attempts to model cotton plant structure, the study of FRANQUIN (1970, 1972) which

used an entirely theoretical deterministic model, should be mentioned. He showed that the cumulative number of nodes produced by the branches is expressed by a quadratic function of the number of these branches. In his last paper (1985), he observed that this is not true in reality, where higher planting rates induce a shortened growth period of the branches located at the bottom of the plant. In this case, fruit-bearing site production becomes linear sooner or later.

Moreover, it should be noted that, even in the complete absence of bud operation inhibition, the relation indicated previously is only valid if one fruiting branch internode is equivalent to two main axis internodes. This is not always true, although it is often the case.

A radically new approach to cotton was used for this research.

Instead of postulating (FRANQUIN) the presence a priori of rigid structural relations, the real morphogenetic development of the plant was taken into account, with all the defects and failures which may arise under natural conditions. To this effect, we adapted the concept which one of us had previously developed for *Coffea robusta* (de REFFYE, 1981a and b, 1982) to the cotton plant. It is

a stochastic (probabilistic) concept for describing and modelling the various processes which will result in the construction of the plant architecture: stem and branch growth, long or short bud development inhibition period or possible bud mortality, ramifications at the nodes already formed.

Materials and Methods

The studied cotton plants were cultivated in Montpellier, France. On May 3rd 1985, seeds of the very early Bulgarian variety Pavlikeni 73 were sown in holes, with a relatively wide spacing along each row (0.40 m) and a spacing of 0.90 m between rows. We used this low planting rate to avoid any competitive effect between plants. After thinning, we only retained one plant per hole.

At the end of the growth period (during September), we

counted the total number of internodes on the main stems, the monopodial and sympodial branches and all their ramifications, including the axillary branches.

This study constantly required use of the probability theory. In the main text, we applied a number of formulas resulting from the use of this mathematical tool. Readers interested in this theory will find the demonstration of these formulas in the annex.

The Mathematical model

In 1979, de REFFYE developed a model for growth of the Robusta coffee tree through random processes. The mathematical model was based on the following observations: a vegetative axis consists of successive internodes resulting from the terminal meristem operation. If identical axes (originating from clones) of the same age are chosen and the increase of the number of internodes is observed, it appears that this number is variable. Thus, the obtained population has a distribution of the per axis internode number which is characteristic. This distribution evolves with time. The observed variation is the result of an irregular and asynchronous meristem growth of the different axes. In fact there are lags between internode elongations which results from breaks of variable lengths, typical of local conditions affecting a given meristem. So, it may be considered that the meristem is regularly subjected to a sequence of «growth tests» and that the elongation event may or may not occur during each test, with a certain probability. Hence the meristem operation is comparable to a sequence of random choices, each of which bears a certain probability of giving a positive result. Consequently, the rules of the probability theory may be used to develop the operation model.

This leads to a new concept, the «dimension» of the branch formed by a meristem which is equal to the number of growth tests undergone by the meristem. Therefore, the real size of a branch, expressed by the internode number, can only be equal to or smaller than its dimension. The size only coincides with the dimension if all the growth tests gave positive results.

The population growth of identical vegetative axes can then be described by means of a simple random process. An elongation probability « b_i » is associated with each growth test « i ». It is worth noting that this concept is not necessarily time related. Thus, depending on whether local conditions are poor or good (climate, nutrition), the growth

test will correspond to a longer or shorter period. Although there is a minimal time for internode forming and elongation, the maximal time is not specified.

Each level of population growth can be associated with one mean and one variance of the corresponding instantaneous distribution of the number of internodes. The process can be perfectly described when the mean-variance relation is known.

One interesting case consists in $b_i = b = \text{constant}$. At any time, the distribution of the number of internodes observed on the stems is a binomial law of parameters N, b , since this number is obtained by a sequence of independent random chances, with a constant probability equal to b . If N is the number of tests and b the elongation probability, we obtain the mean \bar{X} and the variance V :

$$X = Nb \quad (1)$$

$$V = (1 - b) X = Nb(1 - b) \quad (1')$$

The mean-variance relation is then represented by a straight line. We will see that this situation reproduces exactly what happens with the cotton plant.

Calculation for a free top

The calculation of test numbers and elongation probabilities would usually require monitoring population growth. The same result can be obtained by taking advantage of top architecture, by observing it from the top down, starting where internodes become apparent.

Let us suppose that we have T tops resulting from the same growth process and consisting of order 1 and 2 ramifications.

Furthermore, we shall suppose that the elongation probabilities of order 1 and 2 axes are constant and have the values P and b respectively, which means that the top branches are identical, apart from the forming lag. However if probabilities are the same, the internode formation rates can be different. Thus, while axis 1 undergoes N growth tests between the top and the internode which bears axis 2, the latter can undergo $W \times N$ tests, W being the parameter which defines what we call the «rhythm ratio». W can be less than, equal to or more than 1.

Finally, the T tops can be dynamically described with four parameters: three constants, P , b and W , and one variable N .

However, the 3 parameters P , b and W are, at the start, unknowns. We consequently need 3 relations to calculate them. To this effect, we observed all the branches connected at the same K distance (in terms of internodes) from the top on the various plants: we measured their size and calculated the mean and the variance of the values obtained.

The connecting point of these branches is called TK (Figure 1). However, considering the uncertain behaviour of the main stem, the chosen TK «level» does not correspond to a single «dimension» but, theoretically, to an infinity of possible values. For example, the 10 internodes located between level 10 and the top could be obtained by 10 dimension units without break, or by 11 dimension units with one break, etc. or more generally by N dimension units with t breaks, $N - t$ being equal to 10.

In this case, the «dimension» varies according to the negative binomial law (K , P): Annex 1 should be referred to for additional explanations on this law of probability. The mean value of the number of dimension units corresponding to K number of internodes actually observed is then:

$$N = \frac{K}{P}$$

with one variance:

$$V = \frac{K(1-P)}{P^2}$$

When the N mean «dimension» corresponding to K number of levels separating the top from the connecting point is known, the size distribution for the TK level axes 2 can be determined, since they necessarily have the same number of dimension units (Figure 1). Annex 2 demonstrates how to calculate the mean \bar{X} and the variance V of this distribution. We get:

$$\bar{X} = \frac{WKb}{P} \quad (2)$$

$$V = \frac{WKb(1-b)}{P} + \frac{W^2Kb^2(1-P)}{P^2} \quad (3)$$

This V variance is called the total population variance of order 2 axes connected at K levels from the top. In practice, it will be evaluated by the classic value:

$$V = \frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{T - 1}$$

One relation is still missing to calculate our 3 unknowns. We must now calculate the mean internal variance of the different pairs made up of the order 2 branch connected at K levels from the top and the branch of the same order connected L internodes lower down, given that these two branches belong to the same plant. Let X_1 and X_2 be these branches. The internal variance of a plant can be written in the following form:

$$v_i = \frac{(X_1 - X)^2 + (X_2 - X)^2}{2 - 1}$$

$$\text{or, in a more simple form: } v_i = \frac{(X_1 - X_2)^2}{2(2 - 1)}$$

The mean internal variance for T plants is:

$$V_i = \frac{\sum (X_1 - X_2)^2}{2T}$$

This variance is less than that given by two branches located on two different stems in the same conditions, because the succession of the growth tests is the same for the two branches from the top down to internode K .

It can be shown that (see Annex 3):

$$V_i = \frac{(K+L/2)}{P} Wb(1-b) + \frac{b^2W^2L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2L^2b^2}{2P^2} \quad (4)$$

In the particular case where $L = 0$ (branch verticill), we obtain:

$$V_i = \frac{WKb(1-b)}{P}$$

This relation has been used for the coffee tree (de REFFYE, 1981a) which also has the characteristic of possessing verticills. In this case, the second term of the total variance V has disappeared.

Finally, we obtain \bar{X} , V , V_i expressed as a function of K , L , P , b ; W , K and L being fixed, we can consequently calculate the three unknowns P , b and W as a function of \bar{X} , V and V_i . To make the calculations easier, we put down:

$$U = \frac{Wb}{P} = \frac{\bar{X}}{K}$$

We obtain:

$$1 - b = \frac{1}{X} \left[V_1 - \frac{L}{2} \left(\frac{V}{K} + LU^2 \right) \right]$$

$$1 - P = \frac{1}{\bar{X}^2} \left[K \left(V - V_1 + \frac{L^2 U^2}{2} \right) + \frac{VL}{2} \right]$$

$$\bar{X}P = \frac{W}{Kb}$$

Therefore, the growth parameters of the tops can be calculated by observing their variability, provided that growth follows the proposed model.

Calculation of parameters for the growth of stems and fruit-bearing branches

Mean-variance relation

Six readings of the internode size of 50 cotton plants were made at regular intervals from June to September, when their growth period was over (Table 1 and Figure 2). If we take the couple 0-0 into account, a significant linear regression ($R = 0.96$) is obtained. Between mean and variance, we have the relation:

$$V = 0.18 \bar{X}$$

According to relation (1'), by substituting P for b , we have:

$$V/\bar{X} = 1 - P$$

Thus the elongation probability of the main stem is:

$$P = 1 - V/\bar{X} = 1 - 0.18 = 0.82$$

In order to evaluate the precision of this value, we will use the following known relation:

$$S_{(1-P)}^2 = \frac{1 - R^2}{n - 2} \times \frac{s^2(V)}{s^2(X)}$$

$$S_{(1-P)} = \sqrt{\frac{1 - 0.93}{5} \times \frac{2.08}{56.7}} = 0.02$$

Consequently, this method gives the elongation probability of the stem very precisely: $P = 0.82 \pm 0.04$

Distribution of the number of internodes per stem at the end of the growth period

Table 2 indicates the distribution obtained for the number of internodes per stem at the end of the growth period. This distribution presents a mean $M = 20.68$ and a variance $V = 3.42$. It can be considered as a binomial law of P and N parameters:

$$P = 1 - (3.42/20.68) = 0.83$$

$$\text{and } N = 20.68/0.83 = 24.86$$

that is approximately 25 growth tests: the stem «dimension» is 25.

By grouping together the classes with a small number of individuals, it is possible to test the validity of adjustment to the binomial law (25, 0.83). According to this law, the probability of obtaining a value x of internodes, that is of obtaining a sequence of x positive results after N growth tests, is:

$$P_{(x)} = C_N^x P^x (1 - P)^{N-x}$$

By multiplying this probability by 50, which is the size of the cotton plants sample, we obtain the theoretically expected number of cotton plants having x internodes. Table 3 compares this value with that actually observed. Figure 3 shows the corresponding histograms.

By testing the value of χ^2 for the table we obtain 7.24 for a theoretical threshold $(0.05, 4 \text{ df}) = 9.48$. The adjustment to the binomial law is thus correct. The standard estimation deviation of the P parameter, for a binomial law, has the following value (SNEDCOR and COCHRAN, 1957):

$$S_{(P)} = \sqrt{\frac{P(1-P)}{n}} = 0.053$$

Therefore, the confidence interval P with this method is (normal approximation):

$$P = 0.83 \pm 0.11$$

In conclusion, the main axis of the cotton plant grows according to constant probabilities of elongation which are equal to 0.83 during the course of time. It is as if the operation of the terminal meristem were submitted to a succession of regular «pips», 25 in total, and that at each pip there is a random selection which determines whether an internode is going to be formed or not, with a success probability equal to 0.83 each time.

Calculations for the top of the cotton plant at the end of the growth period

We call the «top» of the cotton plant the body formed by the main stem and the primary fruiting branches, to the exclusion of all the vegetative branches. On this top, it is easy to count the number of internodes located between the 6th and the 12th levels from the top. On this side, the branches are barely one internode long and beyond, we arrive in the reiteration area, where the primary vegetative branches are located.

As the cotton plant does not produce verticills, the value $L = 1$ will be used to calculate the internal variance.

At levels 10 and 11 of the main stem, we observed the distributions shown in Table 4, expressed by the number of internodes located on the fruiting branches. The mean \bar{X} for the 10th level is equal to:

$$\bar{X} = \frac{\sum X_{10i}}{50} = \frac{3 + 3 + 4 + \dots}{50} = 3.18$$

The estimated total variance for this level is equal to:

$$V = \frac{\sum (X_{10i} - \bar{X})^2}{50 - 1} = \frac{3^2 + 3^2 + 4^2 \dots + 50 \times 3.18^2}{50 - 1} = 0.395$$

And the estimated internal variance between the 10th and the 11th levels is:

$$V_i = \frac{\sum (X_{10i} - X_{11i})^2}{2 \times 50} = \frac{(3-4)^2 + (3-4)^2 + (4-3)^2 + \dots}{2 \times 50} = 0.320$$

The solution of the system of equations (2), (3) and (4) is an easy way to calculate the following factors for the 10th level:

- the elongation probability of stems $P = 0.86$
- the elongation probability of branches $b = 0.92$
- the stem branch rhythm ratio $W = 0.29$

Figure 4 represents a histogram of the 10th level fruiting branches in real size and gives the theoretical values of total amounts calculated using the method indicated in Annex 2.

Table 5 recapitulates the values P , b and W , calculated between the 6th and the 12th levels from the top for the 50 stems studied.

In fact, the 7 levels mentioned make up a sample equivalent to $7 \times 50 = 350$ stems, which considerably improves the precision of the calculated parameters.

P varies from one level to another more than b , as can be foreseen by the theory. These variations are not significant and are approximately equal to those foreseen for a random sample of 50 individuals. It is the same for the b values. Hence, all the fruiting branches function in the same way.

Conclusion

We can now compare the P values calculated by means of the three following methods:

- mean-variance relation $P = 0.82 \pm 0.04$;
- distribution of stem size at the end of growth $P = 0.83 \pm 0.11$;
- calculations for the tops $P = 0.78 \pm 0.08$.

The values obtained are remarkably identical: this proves that the irregularity of top growth is a direct result of the random growth processes.

It should be noted too that the elongation probability of the branches is higher than that of the stems.

Finally, the branch growth rate proportion in relation to that of the stems is 0.27: this means that the stems develop four times faster than the fruiting branches, at least in the case of Montpellier and with the variety which we used. Biologically, the stem produces 3 to 4 internodes before the branch starts producing one.

Level of transition from the vegetative to the fruiting branches

It should be noted that there is a gradient of operating change from the monopodial towards the sympodial type of branches going from the bottom to the top of plant. At the bottom of the cotton plant, only monopodial reiterations are formed while the main axis bears sympodial fruiting branches above a certain level. A future publication will show that this gradient also concerns the axillary branches which can appear even higher on the plant.

Law of appearance for the first fruiting branch

For the 50 cotton plants studied, the number of the nodes bearing the first fruiting branch are distributed as

shown in Table 6 (class 1 corresponds to the cotyledonary node). The mean of this distribution is 4.9 and the variance 1.07, with an adjustment to a binomial law:

$$\begin{aligned} N &= 6 \\ P &= 0.79 \\ S_{(P)} &= 0.06 \end{aligned}$$

Taking into account the standard deviation, the value which we found for P is comparable to the value of the main stem elongation probability. It follows that the first fruiting branch appears at the 6th stem growth test for the Pavlikeni variety.

Graphic simulation for cotton: the AMAP software

Once the various operating probabilities have been calculated, we can use the computer to draw a whole cotton plant with all its variabilities. The computer only has to simulate the development of the different axes by random association of the values 0 or 1 to the result of each test with the appropriate probability.

To achieve this end, we used the AMAP software which is a computer program designed to simulate the growth and architecture of any plant, in the broad sense of the term. This program was originally designed by Philippe de REFFYE to draw three-dimensional plants on plotting tables. The structure was schematic and its representation scalar. Marc JAEGER then developed the initial program by increasing its graphical and computer performances and possibilities, and Claude EDELIN introduced current knowledge on plant architecture, resulting from HALLE and OLDEMAN's conceptions (1970).

This software can equally draw herbaceous plants, flowers, bushes, shrubs or trees, with an accuracy which

only depends on the quality of the measurements of the plant elements.

If well-known trees like the poplar are relatively simple to draw in two days, the full calculations for plant growth with its laws requires relatively long studies (two years for cotton, coffee and litchi). After that, the software makes it possible to obtain an accurate representation of the calculated plant.

Figure 5 shows the result of cotton plant architecture simulation obtained with this software. It is the scalar two-dimensional representation of six cotton plants obtained by random selection and is limited to the main axis and the primary fruiting branches. The plant to plant variability concerning the internode number of the main stems, the first fruiting branch location, the number and position of the various fruiting branches may be observed on these diagrams. A complete plant simulation will be presented further on.

Conclusion

The use of a stochastic method for modelling cotton architecture gave consistent results and proved quite fruitful.

In the case of coffee, the values of successive operation probabilities observed on the same axis can be variable, as may be seen on the branches with a «damped» growth (de REFFYE, 1981a). Moreover, the branch mortality phenomenon makes the tree structure even more difficult (de REFFYE, 1981b).

On the contrary the functioning of the cotton plant is much simpler, at least as far as the top part of the plant is concerned; there is no branch mortality and no damping phenomenon. The operational probabilities for our study can be considered constant for all the fruiting branches, at about 0.90. The operational probability is slightly lower for the main axis, about 0.80. Moreover, the sympodia operate according to a 1/4 rhythm ratio in relation to the axes to which they are connected. It is to be noted however, that in other cultivation conditions (tropical climate, less early species), results could be different with regard to the values of these parameters. With high plantation density, growth limitation of the lower sympodial branches could also be observed.

One important conclusion is that in all cases, by using

three different methods, probabilities have been calculated quite precisely and with matching results.

It really seems as if a «clock» with regular and constant pips controlled cotton plant growth and as if internode formation was decided or not at each pip (for the stem) or every 4 pips (for the sympodia), according to a given probability. To date, it has not been possible to demonstrate the physical reality of such a process, with the occurrence of breaks in the functioning of the meristem on the cotton plant, although it has been clearly observed for coffee (de REFFYE, 1981a).

Once the parameters corresponding to the various functional probabilities are calculated, the AMAP software can be used to graphically build cotton plant internodes by using a series of random choices. The result is an accurate copy of the real plant, with all its details and irregularities. While the other types of modelling make it possible to obtain an «average» cotton plant, which does not actually exist, our model takes into account the internode number variability recorded in the field (expressed in mean and variance) in order to deduce the plant's operational laws.

In a future publication, we will use the stochastic method to describe the functioning of the rest of the plant, i.e. the monopodial and axillary branches.

Annexes

1. The negative binomial law and its use in plant architecture

It is a known fact that the simple binomial law of parameters (n, p) gives the probability of obtaining an x

number of successes after n independent random draws when for each of them there is a p probability of obtaining a success and a $1 - p$ probability of obtaining a failure.

The state probabilities of the law, that is the probabilities of obtaining an x given number of successes after a series of n draws, are as follows:

$$P_{(x)} = C_n^x p^x (1-p)^{n-x}$$

On the contrary, the points of interest might be the number of draws which would have to be awaited before a given number of successes are achieved: for this the negative binomial law is used. When there is a p probability of obtaining a success for each individual draw, the negative law of parameters (k, p) gives for any x the probability that the k th success happens at the $x + k$ draw, or, the probability that x failures precede the k th success, which amounts to the same. Expressed in the number of failures for k successes, the mean of this law is $k(1-p)/p$ with a $k(1-p)/p^2$ variance. Expressed in the number of draws necessary to obtain k successes, the mean is k/p while the variance remains unchanged. The state probabilities of this law, that is the probabilities that the number of failures take on the value x before the k th success is obtained, are given by the following relation:

$$P_{(x)} = C_{x+k-1}^k p^k (1-p)^x$$

When observing the branches of a plant top located at k levels under the uppermost point on the main axis (Figure 1), the number k does correspond to the number of successes (number of internodes formed) obtained after a number $N = K + x$ of draws of P probability (number of growth tests). The negative binomial law of parameters (K, P) thus applies to this case: it does in fact give the probability that these K internodes have been obtained after an x given number of breaks, and therefore that they correspond to $N = K + x$ dimension units. The distribution mean is equal to $K(1-P)/P$ breaks. If for example $P = 0.80$, when actually observing 10 internodes from the top, there has in fact been 2.5 breaks on average, which means that 12.5 dimension units have been recorded (again on average): this value really corresponds to K/P dimension units.

2. Study of branch size distribution at K internodes from the top. Use of the generating functions.

There are several ways to study the size distribution of branches connected at K internodes from the top.

One method uses the generating function of the observed distribution. In the probability theory, the generating function concept proves particularly efficient in solving many problems (FELLER, 1957).

By definition, the generating function of a certain sequence of numbers P_0, P_1, P_2, \dots is a function $G(z)$ where the z variable has no particular meaning but for which these numbers represent the successive coefficients of the sequential development:

$$G(z) = p_0 + p_1 z + p_2 z^2 + p_3 z^3 + \dots$$

In our particular case, the generating function of a probability law will be one for which the preceding coefficients represent the successive state probabilities of the random variable x :

$$P_0 = P_{(x=0)}; P_1 = P_{(x=1)}; P_2 = P_{(x=2)}, \text{ etc.}$$

The generating function is known; therefore these state probabilities can be calculated with the Mac-Laurin formula using the successive derivatives of the function:

$$P_{(x=0)} = G(0); P_{(x=1)} = G'(0)/1; P_{(x=2)} = G''(0)/2!, \text{ etc.}$$

Moreover, the generating function has a very interesting particularity: its first derivative $G'(z)$ allows calculation of the mean M of the distribution which it represents and the second derivative $G''(z)$ the calculation of variance V . Therefore: $M = G'(1)$ $V = G''(1) + M - M^2$

Let us present some additional useful properties. When a law results from the summation of several elementary laws, its generating function is the product of the generating functions of these elementary laws. There is another case in which a probability law results from the summation of an N number of identical elementary distribution laws, but when this number N is variable and itself submitted to a random law. In such a case the generating function of the overall law is obtained by the composition of the generating functions of the two intervening laws.

An example of generating function is that of the simple binomial law (n, p) :

$$G(z) = (1-p+pz)^n$$

Indeed this law results from the summation of n identical elementary draws with a $1-p+pz$ generating function. For the negative binomial law (k, p) :

$$G_{(x)} = \left(\frac{p}{1-(1-p)z} \right)^k \text{ or } G_{(z)} = \left(\frac{p^*}{1-(1-p)z} \right)^k$$

The first formula is suitable when counting the number of failures and the second when counting the number of draws.

We will now return to the size distribution of branches connected at k levels from the top within a cotton plant population. To simplify, let us suppose for the time being that the rhythm ratio W between stem and branches is equal to 1. The size of these branches will result from the summation of the successes of a certain number N of elementary draws when the branch operates according to a b probability. However, this number N is not constant but random and equal to the variable number of dimension units corresponding to K levels. Now item 1 of the annex showed that N follows a negative binomial law of parameters (K, P) . Thus the overall operation generating function results from the composition of two laws: the branch operation elementary law $G(z) = 1-b+bz$ and the negative binomial law expressed in number of draws:

$$G(Z) = \left(\frac{PZ}{1-(1-P)Z} \right)^k$$

According to the above-mentioned composition rule for generating functions, the desired generating function will be obtained by replacing Z by $(1-b+bz)$ in the last formula:

$$G(z) = \left(\frac{P - (1-b+bz)}{1 - (1-P)(1-b+bz)} \right)^k$$

By setting down $(1 - b + bz) = (z)$, the result is:

$$G(z) = P^k \varphi^k \left[\sum_{l=0}^{\infty} C_{K+1-l}^l (1-P)^l \varphi^l \right]$$

The state probabilities are:

$$P(x=J) = p^K \sum_{l=0}^{\infty} C_{K+1-l}^l (1-P)^l C_{K+1}^J (1-b)^{K+1-l} b^J$$

In theory, it is possible to obtain these state probabilities directly from the successive derivatives of the function, but at the expense of laborious calculations; it would be the same for the mean and variance.

Fortunately FELLER's book (1957) indicates another method for evaluating the mean and variance. It exactly applies to the case where a random variable is obtained by summation of a random number of random variables with identical distributions.

Let X_1, X_2, \dots, X_N be random variables mutually independent but all presenting the same distribution, with a common mean $M(X)$ and a common variance $V(X)$. We look for the mean $M(S)$ and variance $V(S)$ of the distribution obtained by finding the sum S of an N number of these elementary variables when this number N itself is a random variable: $S = X_1 + X_2 + \dots + X_N$ ($N = \text{random}$)

Let $M(N)$ be the mean and $V(N)$ the distribution variance of the random number N . It is possible to show (for example by means of the generating functions) that we have:

$$\begin{aligned} M(S) &= M(N) \cdot M(X) \\ V(S) &= M(N) \cdot V(X) + M^2(X) \cdot V(N) \end{aligned} \quad (5)$$

Here we will take as X variables the result of a sequence of identical individual draws with a b probability. For each of these draws the mean is $M(X) = b$ and the variance $V(X) = b(1-b)$.

The N random variable will be the number of dimension units corresponding to K internodes on axis 1, which as we have seen in paragraph 1 of the annex follows a negative binomial law, with $M(N) = K/P$ and $V(N) = K(1-P)/P^2$. Finally, the mean for the size distribution of axis 2 is:

$$M = \frac{Kb}{P}$$

and the variance:

$$V = \frac{Kb(1-b)}{P} + \frac{b^2 K(1-P)}{P^2}$$

If we now introduce the rhythm ratio W , we have:

$$\begin{aligned} M &= \frac{KWb}{P} \\ V &= \frac{KWb(1-b)}{P} + \frac{W^2 b^2 K(1-P)}{P^2} \end{aligned}$$

3. Internal variance between two levels of branches spaced by L internodes

Let TK and TL be the connecting points of branches at the two levels we are interested in (Figure 6). We will begin by calculating the size variance of the branches connected at TK , when the dimension at that point takes on a specific value, then we will calculate that of the branches connected at TL , while taking into account the random operation of the stem between TK and TL .

Let us suppose for example that the dimension draw at the TK point takes on the fixed value N_i :

The dimension between RK and TK is the same as between S and TK and therefore equal to N_i . The size variance of the branches connected at level TK can then be easily calculated from relation (1') if the rhythm factor W is brought in: $V(K) = N_i W b(1-b)$ (6)

Let us now look at the variance of branches connected at TL . The growth of these branches will result, as for TK , from a sequence of BERNOULLI elementary draws with a mean $M(X)=b$ and a variance $V(X)=b(1-b)$, but here the draws have been repeated a variable number of times (no longer a constant number equal to N_i). We still have to evaluate the law governing this random number. The dimension between points RL and TL is the same as between S and TL , that is equal to the sum of the dimensions between S and TK and between TK and TL . The first one is constant and equal to N_i . The second one follows a negative binomial law with an L/P mean and an $L(1-P)/P^2$ variance, in accordance with what we have seen above. Finally, the dimension value for the branch between RL and TL follows a negative binomial law with a $M(N_L)$ mean and a $V(N_L)$ variance, as follows:

$$M(N_L) = N_i + L/P \quad \text{and} \quad V(N_L) = \frac{L(1-P)}{P^2}$$

Using relation (5) for random law composition, size variance $V(L)$ of the branches connected at point TL can be deduced for a given N_i dimension at TK :

$$V(L) = (N_i + L/P) b(1-b) + b^2 \frac{L(1-P)}{P^2}$$

When bringing in the rhythm ratio W we find:

$$V(L) = (N_i + L/P) Wb(1-b) + W^2b^2 \frac{(1-P)L}{P^2} \quad (7)$$

We will now be able to calculate, from $V(K)$ and $V(L)$, the internal variance V_i for the pairs of branches connected at TK and TL.

The dimension at the TK point is N_i . At point TL, it is on average equal to $N_i + L/P$. For each pair of branches, the average dimension is the mean of these two values, that is $N_i + (L/2P)$. We can afterwards use relation (1) to go from the dimensions to the average sizes of branches by multiplying these values by the operating probability b of the branches (or more exactly by Wb , in order to take the rhythm ratio into account).

Let us now calculate the overall variance of the two branch populations $V(G)$, still for a fixed N_i value. It is a known fact (KOENIG's theorem) that this variance is obtained from individual variances and from the squared de-centration of each of their mean $N_i Wb$ and $(N_i + L/P)Wb$ with the general mean $(N_i + L/2P)Wb$. If we take samples of the same weight, we have:

$$V(G) = \frac{V(K)}{2} + \frac{V(L)}{2} + \frac{1}{2} \left[(N_i Wb - (N_i + \frac{L}{2P}) Wb)^2 + \left((N_i + \frac{L}{2P}) Wb - (N_i + \frac{L}{2P}) Wb \right)^2 \right]$$

We finally find:

$$V(G) = \frac{V(K)}{2} + \frac{V(L)}{2} + \frac{W^2b^2L^2}{4P^2}$$

Let us now replace $V(K)$ and $V(L)$ by their values in (6) and (7):

$$V(G) = \frac{N_i Wb(1-b)}{2} + \frac{(N_i + L/P) Wb(1-b)}{2} + \frac{W^2b^2L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2b^2L^2}{4P^2}$$

However, we recall that this last formula has been obtained for a fixed N_i value of the dimension at point TK. In fact N_i follows a negative binomial law, as we saw in paragraph 2 of the annex, and can theoretically take an infinity of possible values. We know that with this law the average value taken by N_i is K/P . Finally, the desired relative internal variance V_i at levels TK and TL takes on the following theoretical value:

$$V_i = \frac{(K + L/2) Wb(1-b)}{P} + \frac{W^2b^2L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2b^2L^2}{4P^2} \quad (8)$$

However, this formula has been obtained by reasoning on populations which were assumed to be infinite. On the contrary, in practice, estimations of these theoretical variances will be used to solve our 3 equation system, and these estimations are obtained from a reduced size sample. A problem then arises concerning the degree of freedom which can quite considerably modify the theoretical result, as we noticed when simulating using the MONTE-CARLO method. The third element of the relation (8), in particular, has to be completely changed: the $1/4$ factor given is in fact equal to $1/2$ when there is only one branch at each one of the TK and TL levels, as is the case for the cotton plant. The exact value of the internal variance is in fact:

$$V_i = \frac{(K + L/2) Wb(1-b)}{P} + \frac{W^2b^2L(1-P)}{2P^2} + \frac{W^2b^2L^2}{2P^2} \quad (9)$$

In the case of plants with verticills, we can show that the third part of the formula has to be multiplied by the following correction factor, in which n is the number of branches per verticill:

$$\frac{n}{2n-1}$$

When $n = 1$, this correction factor does take the value 1 as in formula (9), while when n is very large, this factor takes on the value $1/2$, as in the theoretical formula (8).

Modelización estocástica del crecimiento y de la arquitectura del algodónero

I. Tallos principales y ramas fructíferas primarias

Ph. de Reffye, M. Cognée, M. Jaeger, B. Traore

Resumen

Presentamos un modelo del crecimiento y de la arquitectura del algodónero basado en un concepto estocástico.

En éste se considera el desarrollo de los meristemas como regido por una sucesión de «tests de crecimiento», conlevando cada uno determinada probabilidad de éxito para la formación de un entrenudillo.

Se describe aquí la construcción de un tallo o una rama con una ley de probabilidad de tipo binomial.

Las probabilidades de crecimiento encontradas para el eje

principal son del orden de 0.8 (resultado obtenido con tres métodos distintos) y las de las ramas fructíferas primarias son cercanas a 0.9. No obstante, el ritmo de desarrollo es 4 veces mas elevado para los tallos que para las ramas fructíferas, al menos con la variedad cultivada y las condiciones en Montpellier.

Cuando los parámetros de las leyes de crecimiento han sido definidos, un logicial nos permite construir gráficamente unos algodóneros con una sucesión de sorteos, y eso con toda la variabilidad de estructura que podemos observar en la naturaleza.

PALABRAS CLAVE : algodónero, probabilidades, modelización, crecimiento, arquitectura.